

УДК 576.895.771

**ОРГАНИЗАЦИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ НАСЕКОМЫХ
КОМПЛЕКСА ГНУСА (DIPTERA: CULICIDAE,
CERATOROGONIDAE, TABANIDAE) Ю. С. БАЛАШОВЫМ**

© С. Г. Медведев

Зоологический институт РАН
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034
E-mail: fleas@zin.ru
Поступила 20.05.2013

В статье рассмотрена история исследований комаров, мокрецов и слепней сотрудниками Лаборатории паразитологии Зоологического института РАН, выполненных под руководством члена-корреспондента РАН Ю. С. Балашова с 1979 по 1994 г. Коллектив сотрудников Лаборатории изучил состав региональной фауны, относительное обилие, сезонную динамику, суточную активность, сроки продолжительности «массового лета», годовые колебания численности и возрастной состав популяций различных видов комаров, мокрецов и слепней на территории Ленинградской, Новгородской и Псковской областей. Были применены методы индивидуального мечения и визуального наблюдения, которые позволили установить особенности нападения различных видов слепней на крупный рогатый скот.

Ключевые слова: комары, слепни, мокрецы, мошки, сезонная динамика, суточная активность, численность, защита сельскохозяйственных животных, Северо-Запад России.

В ряде регионов России комары, мокрецы, мошки и слепни в массовых количествах нападают на человека и сельскохозяйственных животных. Их кровососущие виды традиционно объединяются в так называемый комплекс гнуса. В течение 15 лет — с 1979 по 1994 г. — сотрудниками Лаборатории паразитологии Зоологического института РАН проводили исследования насекомых этой экологической группы. Данный проект осуществлялся по инициативе и под непосредственным руководством заведующего лабораторией ЗИН РАН профессора Юрия Сергеевича Балашова (1931—2012). По итогам многолетних наблюдений были получены точные данные о составе региональной фауны, относительном обилии, сезонной динамике, суточной активности, сроках продолжительности «массового лета», годовых колебаниях численности и возрастном составе популяций различных видов комаров, мокрецов и слепней на территории Ленинградской, Новгородской и Псковской областей.

Большинство проводимых ранее исследований основывались на наблюдениях нападения кровососов в условиях неволи при их искусственном кормлении на человеке. В работах сотрудников Лаборатории паразитологии впервые была изучена продолжительность нападения и пищевого акта слепней в природе. Кроме того, были установлены количественные характеристики популяций слепней, особенности их пространственного распределения на местности и поведенческих реакций при нападении на сельскохозяйственных животных. Результаты всесторонних исследований послужили основой для выработки практических рекомендаций по защите крупного рогатого скота от нападений насекомых комплекса гнуса.

Материалы исследований были подытожены в 3 диссертационных работах (Веселкин, 1985а, б; Константинов, 1990; Григорьева, 1993) и 27 научных публикациях (Веселкин, Костенко, 1982; Веселкин, 1984, 1985, 1993; Балашов и др., 1985; Костенко, 1986; Константинов, 1987, 1993а, б, 1995; Веселкин, Константинов, 1988; Константинов, Ульянов, 1988; Константинов, Веселкин, 1989; Бродская, 1992, 2001; Веселкин и др., 2001; Иванов, 1994, 1998, 1999, 2003). Кроме того, были изучены видовой состав, абсолютная и относительная численности зоофильных мух 9 семейств (Григорьева, 1992а, б, 1994, 1995).

В настоящей публикации обобщены результаты исследований насекомых комплекса гнуса, выполненные сотрудниками Лаборатории паразитологии ЗИН РАН под руководством члена-корреспондента РАН Ю. С. Балашова.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ НАСЕКОМЫХ КОМПЛЕКСА ГНУСА

При сборе комаров, мокрецов и слепней сотрудниками Лаборатории паразитологии использовался ряд ранее известных методов. Так, для изучения сезонного хода численности и видового состава слепней применялись модифицированные шаровидные ловушки типа «Манитоба». Ежегодно от 3 до 6 ловушек этого типа в целях наиболее полного охвата района исследования выставлялись в различных станциях на расстоянии 2—3 км друг от друга. В отдельные сезоны использовались чучеловидная ловушка Скуфьиной и «лужи смерти» Порчинского. Слепни также отлавливались около коров и с растительности энтомологическим сачком, собирались руками с животных, человека и с окон помещений.

Наибольший интерес представляют новые и впервые широко апробированные в исследованиях методы учета слепней и зоофильных мух. Только специально разработанный метод индивидуально мечения и неоднократного отлова, а также визуального наблюдения позволил детально изучить поведение слепней при их нападении на прокормителя в условиях естественного выпаса (Константинов, 1993). Голодных самок слепней отлавливали рукой с коров или с ограждений пастбища. После установления видовой принадлежности на спинку слепня наносили индивидуальную метку плоской препаровальной иглой и отпускали. Мечение производили темперной поливинилацетатной краской, нетоксичность которой для слепней дважды проверили в лаборатории критерием 50%-ной смертности (Балашов и др., 1985). При каждом последующем отлове цвет метки ме-

нялся, что позволяло точно определить место и время предшествующей поимки данного слепня. Поведение меченого слепня с момента его появления рядом с животным регистрировали на бланке с силуэтом коровы, поделенном на 22 зоны. Мечение производили темперной поливинилацетатной краской, нетоксичность которой для слепней дважды проверили в лаборатории критерием 50 %-ной смертности (Балашов и др., 1985). В общей сложности была осуществлена массовая ручная маркировка 12 153 слепней рода *Hybomitra* и 5544 слепней рода *Haematopota* (Константинов, 1990).

Регулярные учеты частоты и характера нападения слепней на животных во время выпаса стада коров проводились 3 раза в день в 10, 16 и 18 ч. Комаров также учитывали каждые 5—7 дней в вечерние (от 20.00 до 22.00) или утренние (от 6.00 до 8.00) часы методом сбора на «на себя» с 20-минутной экспозицией. Имаго мокрецов собирались эксгаустером с животных и человека, снимались с окон животноводческих помещений, отлавливались с помощью описанного выше полога. В ночное время применялся метод сбора имаго, привлеченного светом ртутно-кварцевой лампы. Личинки и куколки мокрецов флотировались из грунта, пробы которого были взяты по урезу озера. Из личинок и куколок выводилось имаго, что позволяло установить точную видовую принадлежность мокрецов.

Значительное место в исследованиях занимали регулярные учеты кровососущих насекомых, привлекаемых отдельным животным. Приманкой служила приученная находиться под пологом корова черно-пестрой породы в возрасте 8—9 лет и весом 420—450 кг. В день учета корову забирали из стада и пасли на поляне с установленным на ней учетным пологом. Полог представлял собой бязевый чехол объемом 16 м³ (ширина 2.5, длина 3 м, высота 2.2 м), надетый на деревянный или алюминиевый каркас. Большой объем позволял собрать значительное число выходящих над животным кровососущих насекомых. Кроме того, имелась возможность быстро (за 0.5—1 с) изолировать напавших на прокормителя, дистанционно закрывая крышу и боковые стенки полога. Учеты с помощью этого устройства проводились с середины мая по начало августа в ясную безветренную погоду с периодичностью раз в 5—7 дней. С 6 ч утра до 20 ч вечера производилось от 5 до 7 учетов с интервалом 1.5—2 ч. Мера беспокойства прокормителей определялась, как сумма оборонительных движений за 5 мин учета нападения слепней. За 5 лет наблюдений были получены данные 520 учетов оборонительных движений коровы, что позволило изучить особенности нападения 12 видов слепней (Константинов, 1990).

В целях определения возрастной структуры популяции слепней была разработана методика фиксации, благодаря которой состояние яичников можно было оценивать спустя несколько месяцев после отлова насекомых (Веселкин, 1985б).

Нельзя не упомянуть и метод мечения, примененный в исследованиях комплекса зоофильных мух. Мухи, предварительно пойманные сачком в помещении для скота, метились жирорастворимыми красителями (суданом или хлорофиллом) и выпускались в том же помещении. На высоте 1.5—2 м от уровня пола на стены помещения устанавливались щитки размером 30×20 см из расчета один щиток на 50 м² помещения. Меченые мухи оставляли на поверхности щитков следы краски, что позволяло рас-

считывать величину их относительной частоты встречаемости за сутки. Были предложены формулы для определения абсолютной численности комнатной мухи и осенней жигалки. В формулы подставлялись показатели относительной численности мух, полученные при отловах с помощью клеевых щитков (Григорьева, 1992а, б, 1994).

ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Для развития преимагинальных фаз комаров, мокрецов и слепней необходимы стоячие водоемы и полуводная среда избыточно увлажненных почв и грунтов. Взрослые самки насекомых комплекса гнуса в зависимости от сроков созревания яиц питаются один раз в несколько дней кровью млекопитающих или птиц. Нападая на сельскохозяйственных животных и человека, насекомые комплекса гнуса причиняют угнетающее беспокойство, вызывают аллергические реакции и интоксикацию от укусов. На Северо-Западе европейской части России (СЗ ЕР) ряд видов комаров и слепней являются носителями возбудителей туляремии и арбовирусных заболеваний.

Начиная с послевоенного времени на территории СЗ ЕР отток сельского населения в крупные города стал необратимым. Вследствие этого начался процесс утраты и зарастания посевных угодий, продолжающийся вплоть до настоящего времени. Заметные изменения ландшафтов на территории СЗ ЕР, начиная с 1960-х годов происходили и вследствие вырубки лесов. Процессы превращения освобождающихся площадей в зарастающие вырубки усилились в период экономического кризиса 1990-х годов и продолжают поныне. В настоящее время на территории Псковской, Новгородской и Ленинградской областей на местах заброшенных земель, лесных пожарищ и неконтролируемых рубок сформировались обширные мелколиственные осино-ольхово-березовые леса, а также заросли ивняков и ольшанниковых кустарников. Вследствие плохого дренажа такие вторичные леса отличаются постоянным избыточным увлажнением, необходимым для развития преимагинальных фаз компонентов гнуса. Леса этого типа населяют дикие животные и птицы. Здесь находятся места дневок взрослых насекомых комплекса гнуса. Кроме того, произошло зарастание берегов озер, в грунте у уреза которых создаются благоприятные условия для развития личинок и куколок слепней и мокрецов.

Судя по количеству научных публикаций, время наибольшего интереса к борьбе с насекомыми комплекса гнуса на территории СЗ ЕР приходилось на период с 1960 по 1969 г. (Медведев, 2011). Сотрудники Лаборатории паразитологии осуществляли исследования насекомых комплекса гнуса несколько позднее — в 1980-х годах, когда в СССР уже реализовывалась государственная программа развития нечерноземной зоны России. В соответствии с ней в 1970-х и 1980-х годах в РСФСР осуществлялись дорожные, мелиоративные и лесоустроительные работы. В этот период во многих местах были построены крупные животноводческие комплексы, где были сосредоточены крупные стада крупного рогатого скота, выпасаемые преимущественно в светлое время дня — в период активности насекомых комплекса гнуса.

С 1979 по 1980 г. состав и фенологию слепней сотрудники Лаборатории паразитологии изучали в двух пунктах наблюдений. Один из них находился на границе южной тайги и подтаежной зоны в дер. Боровно (Окуловский р-н Новгородской обл.), второй располагался в подзоне южной тайги в пос. Кукуй (Киришский р-н Ленинградской обл.) (Веселкин, 1985). Большая часть многолетних исследований насекомых комплекса гнуса была выполнена сотрудниками Лаборатории паразитологии в подтаежной зоне в дер. Аннинское. Данный населенный пункт расположен в Себежском р-не на юго-западе Псковской обл. Здесь, на территории бывшего усадебного парка, был создан стационар, послуживший лабораторной базой в период с 1983 по 1994 г. Район исследований характеризуется холмистым ледниково-моренным ландшафтом, наличием развитой озерной и болотной сетей, а также крупных лесных массивов, образованных сосной и елью, с примесью дуба, ясеня, клена, березы и осины. Участки с постоянно избыточным увлажнением здесь приурочены к многочисленным понижениям, где имеются стабильные условия для развития преимагинальных фаз насекомых комплекса гнуса. Усадебный парк в дер. Аннинское располагается на берегу одноименного озера, являющегося частью обширной водной системы. Значительная часть территории, прилегающей к стационару «Аннинское», в период выполнения работ представляла собой сельскохозяйственные поля, чередующиеся с участками мелколиственного леса.

В фауне СЗ ЕР известно всего 211 видов кровососущих двукрылых насекомых. Из них к комарам сем. Culicidae принадлежит 41 вид из 5 родов, к слепням (Tabanidae) — 44 вида 7 родов, к кровососущим мокрецам (Ceratopogonidae) — 31 вид рода *Culicoides*. В фауне СЗ ЕР также представлен 91 вид 21 рода мошек (Simuliidae) (Медведев и др., 2007; Медведев, 2009, 2011). Ввиду отсутствия в окрестностях стационара «Аннинское» постоянных водотоков сборы мошек в данном месте не проводились. Данные о фауне мошек на территории Псковской обл. также до настоящего времени отсутствуют. По нашим данным, в подтаежной зоне СЗ ЕР в целом известно только 88 видов из 12 родов кровососущих комаров, мокрецов и слепней. В то же время общее число видов и родов кровососущих комаров, слепней и мокрецов в подзоне северной тайги СЗ ЕР составляет 82 вида 11 родов, в подзоне средней тайги — 97 видов 12 родов, в подзоне южной тайги — 101 вид 13 родов. Причины заметных различий в числе видов насекомых комплекса гнуса, представленных в подзоне южной тайги и в подтаежной зоне, требуют дальнейших исследований. Вплоть до настоящего времени фауна кровососущих двукрылых насекомых остается малоизученной в восточной и юго-восточной частях Ленинградской обл., на юге Новгородской и Вологодской областей, а также на территории большей части Псковской обл.

Судя по результатам сборов, выполненных на стационаре «Аннинское», на юге Псковской обл. обитает не менее 80 видов кровососущих комаров, мокрецов и слепней из 12 родов (Медведев, Матов, 1999). С 1983 по 1993 г. на стационаре «Аннинское» были собраны и определены около 21 тыс. слепней 35 видов из 6 родов (Веселкин и др., 2001), более 20 тыс. комаров 28 видов из 5 родов (Ульянов и др., 2001), около 15 тыс. самок и 57 самцов 15 видов кровососущих мокрецов рода *Culicoides* (Бродская, 1992, 2001).

Представители видов родов *Aedes* составляли 99 % из числа отловленных комаров. На долю видов родов *Anopheles*, *Culiseta* и *Culex* приходилось менее 1 %. Как и во многих местах на территории СЗ ЕР (Медведев и др., 2010), в сборах доминировал комар *Aedes communis*, средняя частота встречаемости которого превышала 50 %. Субдоминирующими видами на юго-западе Псковской обл. являются комары *A. punctor*, *A. intrudens*, *A. cinereus* и *A. cantans*, а также *Coquillettidia richiardii*. Относительная численность каждого из этих видов составляла около 5 %.

Слепни отлавливались кроме стационара «Аннинское» также и в Ленинградской и Новгородской областях. Это позволило проследить изменения в видовом составе массовых и многочисленных видов, отмечаемых при учетах. В подзоне южной тайги к массовым видам были отнесены 5 видов. Это были слепни *Hybomitra bimaculata*, *H. l. lundbecki*, *H. arpadi*, *H. lapponica* и *Haematopota p. pluvialis*. Из них в подзоне смешанных лесов массовыми оказались только слепни *Hybomitra bimaculata* и *Haematopota p. pluvialis*. Еще одним массово встречающимся видом здесь был слепень *Haematopota italica*. Существенно в пунктах наблюдений различался и состав многочисленных видов слепней. Многочисленными в южнотаежной и подтаежной зонах были слепни *Tabanus b. bromius* и *T. maculicornis*. В пунктах, расположенных севернее, многочисленными видами были также слепни *Hybomitra tarandina*, *H. distinguenda distinguenda*, *H. nitidifrons conflformis* и *Haematopota crassicornis*. На юго-западе Псковской обл. к группе многочисленных видов принадлежали слепни *Hybomitra muelfeldi*, *H. lundbecki lundbecki* и *H. ciureai*. Отмечалось, что вырубка лесов и формирование открытых стадий способствуют распространению на север таких лесостепных видов *Tabanus b. bromius* и *Hybomitra ciureai* (Веселкин, 1985).

Преимагинальные стадии слепней обитают в полуводной среде почв лесов и редколесий, безлесных низин в долинах рек, в береговой зоне озер и почвах переходных болот. Изучение биотопов развития слепней сотрудниками Лаборатории паразитологии не проводилось. Позднее, с 1996 по 1999 г., сотрудником Лаборатории пресноводной гидробиологии ЗИН РАН А. А. Пржиборо была изучена фауна прибрежной зоны озер Аннинского и Анисимово. Данные исследования показали бедность видового состава данного биотопа развития (Пржиборо, 1999, 2001, 2004, 2006). Было показано, что массовыми обитателями заболоченной зоны уреза озер являются главным образом личинки слепня *Hybomitra ciureai*. Личинки этого вида были также обычны (но не многочисленны) на полуводной растительности, образующей плотные заросли на некоторых участках озерной литорали. Окукливание и вылет имаго этого вида отмечался во 2-й и 3-й декадах июня. Личинки слепня *Chrysops rufipes* были также обнаружены у уреза воды. Развитие 6 видов кровососущих мокрецов рода *Culicoides* было прослежено в прибрежной зоне озер Аннинского и Анисимово. Один из них — мокрец *C. punctatus*, встречался в массе, другой — мокрец *C. albicans* — был обычен. Кроме того, в прибрежной зоне озер были обнаружены личинки кровососущих комаров. Массовые виды были представлены видами *Aedes cinereus* и *Anopheles gr. maculipennis*, комар *Coquillettidia richiardii* является обычным видом.

Для определения сроков продолжительность проведения защитных мероприятий на пастбищах было необходимо установить фенологию и сроки

массового лета комаров и слепней в местах проведения наблюдений. При этом было показано, что годовые колебания численности комаров и слепней значительно различаются. Среди насекомых комплекса гнуса имаго слепней выделяются наибольшей термофильностью и в то же время наибольшей чувствительностью к дефициту влаги. Сезонный ритм слепней характеризуется вылетом в наиболее теплые месяцы года, а суточный в отличие от комаров и мокрецов, предпочитающих время суток с наименьшей освещенностью, максимумом нападения в наиболее теплое и светлое время суток. Десятилетние исследования, выполненные С. А. Константиновым, К. Н. Ульяновым и А. Г. Веселкиным, показали, что численность слепней зависит главным образом от погодных условий, определяющих активность имаго. Так, летная активность слепней подавляется частыми дождями и относительно низкими температурами воздуха. Низкая летная активность отмечалась при средней дневной температуре июня равной 15.2° С и июля — 16.8 °С.

Численность комаров в разные сезоны определяется погодными условиями, напротив, в периоды развития преимагинальных фаз. Внезапные весенние заморозки, холодная и сухая весна приводят к массовой гибели личинок. Численность и активность имаго значительно снижается в условиях засушливого лета. Эти негативные для комаров факторы приводят к резкому снижению численности имаго и в некоторые годы к исчезновению в сборах отдельных видов. Теплая весна и лето с большим количеством осадков, напротив, обуславливают высокую численность комаров в течение всего сезона.

Число летных дней слепней в северных пунктах наблюдений составляло от 30 до 47, а на юго-западе Псковской обл. достигало 70 дней. В зависимости от особенности погодных условий массовый лет слепней продолжался от 14 до 20 дней в северных пунктах наблюдений и от 20 до 25 дней — на юго-западе Псковской обл. Продолжительность периода наиболее высокой численности слепней определяется количеством осадков и температурой воздуха. За время мониторинга на стационаре «Аннинское» наиболее высокая численность слепней отмечалась между 6 июня и 31 июля.

Важным результатом мониторинговых наблюдений являлось установление порядка последовательной смены 3 групп доминирующих видов слепней. Так, слепни *Hybomitra nitidifrons* и *H. lurida* преобладали первые 10—15 дней лета. Однако, уже в конце мая—начале июня происходило быстрое нарастание численности слепня *H. bimaculata*, который постепенно начинал доминировать при учетах. Несколько позже, через 7—12 дней, высокой численности достигал таежно-лесной слепень *H. muehlfeldi*. Слепни *H. bimaculata* и *H. muehlfeldi* составляли вторую группу видов, доминировавшую на протяжении последующих 30—40 дней, т. е. период времени с конца мая до начала июля. Третью группу доминирующих видов составляли *Haematopota italica* и *H. pluvialis*. Их появление отмечалось начиная со второй декады июня. Таким образом, в период «массового лета» слепни *Hybomitra bimaculata* и *H. muehlfeldi*, а также *Haematopota italica* и *H. pluvialis* составляли основу насекомых комплекса гнуса. В этот период на изолированно выпасающееся животное одномоментно нападало более 50 слепней. Максимальная же численность слепней различных ви-

дов и родов слепней, одномоментно нападающих на одиночную корову, достигала 170 особей.

Исследования сезонных изменений численности комаров проводились на стационаре «Аннинское». Развитие личинок комаров рода *Aedes* начинается 10—15 апреля и продолжается от 15 дней при благоприятных условиях до месяца в сезоны с затяжной и холодной весной. Достоверного совпадения фенологических дат развития комаров (кроме видов группы «*communis*» из рода *Aedes*) и 15 видов контрольных растений выявлено не было. В этот период отмечается нападение на животных и человека перезимовавших самок *Culiseta alaskaensis*.

Наблюдения выявили типичную для лесной зоны России тенденцию с наибольшим пиком численности имаго, приходящуюся на 1-ю и 2-ю декады мая. В конце июня—начале июля отмечался второй пик частоты встречаемости комаров, обусловленных вылетом позднелетних видов. Однако к концу августа численность комаров начинает резко снижаться, и в сентябре отмечаются единичные нападения. Максимальная отмеченная численность комаров при учете пологом составляла 390 особей, а при учете на себе — 233 особи за 20 мин.

Были отмечены различия в сезонной динамике видов групп «*communis*» и «*cantans*» из рода *Aedes*. В частности, вылет ранневесенних видов группы «*communis*» (*A. communis*, *A. punctor*, *A. cataphylla*, *A. pionips*, *A. leucotelas* и *A. intrudens*) регулярно отмечался с 5 по 12 мая, совпадая с началом цветения черемухи. Были зафиксированы даты наиболее раннего (29 апреля 1983 г.) и позднего (14 мая 1992 г.) вылета имаго комаров рода *Aedes*. Численность этих видов высока до конца июня—начала июля, единичные комары встречаются до середины августа. Дважды за период мониторинга отмечено второе поколение у видов этой группы: в 1986 г. наблюдался лет имаго *A. punctor* в первой декаде августа, в 1983 г. отмечено развитие личинок *A. communis* в конце июля. Однако имаго *A. communis* выплодилось из этих личинок только в лабораторных условиях.

Выплод комаров группы «*cantans*» (*A. cantans*, *A. excrucians*, *A. flavescens*, *A. riparius* и *A. cyprius*) отмечался в среднем со 2 по 4 июня (самый ранний выплод отмечен 24 мая 1983 г., поздний — 16 июня 1992 г.). Выплод комаров группы «*cantans*» растянут по сравнению с видами группы «*communis*» и в отдельные годы может продолжаться до первой декады сентября. Например, в 1993 г. был отмечен выплод второго поколения *A. cantans* после сильных летних дождей.

Однако наиболее оригинальные данные во время исследований на стационаре «Аннинское» были получены при изучении зависимости интенсивности нападения слепней и комаров различных видов от морфологических особенностей животных, числа и местоположения животных в стаде. Взрослые слепни обладают наиболее крупными размерами тела среди двукрылых насекомых комплекса гнуса. Они способны перелетать на большие расстояния от мест выплода для поиска и активного преследования прокормителей. Нападение слепней на прокормителя состоит из нескольких последовательных поведенческих реакций, в инициировании и регуляции которых участвуют зрительные, ольфакторные и вкусовые рецепторы. Исследования на стационаре Аннинское позволили определить дальность разлета, а также пути миграции слепней, обусловленные поиском оптима-

льных для обитания биотопов, половых партнеров и пищевых объектов. В экспериментах (Иванов, 2003) слепни рода *Hybomitra* выпускались со стартовых площадок, размещенных на водном зеркале небольшого лесного озера. Было показано, что слепни рода *Hybomitra* начинали целенаправленный полет к пасущейся корове по прямолинейной или чаще плавно изогнутой траектории с расстояния от 50 до 150 м. Слепням присуща не только большая скорость передвижения, но и весьма высокая маневренность. Они способны совершать резкие повороты, изменяя направление движения на противоположное. Облет прокормителя состоит из серии витков, наклоненных под небольшими углами к горизонтальной плоскости и имеющих радиус около 1 м. Во время добывания углеводного корма самцы и самки слепней нередко используют такой сложный элемент полетного репертуара высших насекомых, как зависающий полет, периодически зависая над выбранным пищевым объектом (Веселкин, 1993). Интенсивность полета столь высока, что некоторые особи после облета потенциального прокормителя прерывают нападение для периодического отдыха. В момент попытки посадки на прокормителя в регуляции защитных реакций слепней главное значение приобретают наряду с органами зрения механорецепторы, способные реагировать на движение воздуха и звуковые стимулы (Иванов, 2003).

Для самок рода *Hybomitra* характерен активный поисковый полет, и за 5 ч они способны преодолевать расстояние до 1.5 км (Балашов и др., 1985). Вследствие этого наблюдается их разлет на значительные расстояния от мест выплода в поиске прокормителей и миграции между стадами крупного рогатого скота. В условиях подтаежной зоны максимальная дальность полета слепней составляет 8 км. Но наиболее часто расстояние разлета составляет до 2 км, а миграции свыше 5 км крайне редки. В течение суток среднее расстояние разлета слепней составляет около 1 км (максимальное — до 2 км) (Константинов, 1993).

Исследования приуроченности самок массовых видов слепней к стадам крупного рогатого скота показали, что в лесных стациях, как и на пастбищах, слепни образуют устойчивые локальные скопления, сохраняющиеся в течение продолжительного срока до 20 дней. Основная часть самок, нападавших на стадо один раз, в ближайшие 2—4 дня повторяет нападение. Таким образом, в течение лета вокруг каждого стада крупного рогатого скота формируются группировки нападающих на него слепней, между которыми происходит интенсивный обмен особями. Численность слепней рода *Hybomitra*, нападающих на стадо в 12 голов, за 20 дней составила в среднем 39.4 тыс. особей; на стадо в 100 голов — 77.1 тыс. особей.

На стационаре «Аннинское» были получены данные о продолжительности и частоте прерывания пищевого акта, продолжительности и повторности нападений, активности нападения и эффективности посадок, эффективности нападения и вероятности присасывания слепней при нападении на корову в условиях естественного выпаса. Была изучена топографическая преференция слепней и комаров (Константинов, 1990, 1992, 1993а, б, 1995).

Под термином «нападение» понималась совокупность действий слепня, начиная с момента направленного полета к прокормителю и кончая пре-

кращением контакта с ним (Константинов, Ульянов, 1988). Для характеристики различных аспектов нападения рассчитывались следующие показатели.

1) Продолжительность нападения (показатель рассчитывался, как промежуток времени между первой посадкой слепня на объект и его окончательным оставлением кровососом).

2) Среднее число нападений особи за день.

3) Доля (%) особей в популяции, нападающих неоднократно.

4) Эффективность нападения популяции (индекс e_a), т. е. это доля особей, завершивших нападение присасыванием, вычисленная от общего числа особей слепней, нападавших за определенный промежуток времени. Этот параметр призван показать, насколько успешно слепни данного вида, обнаружившие прокормителя, реализуют возможность присосаться к нему. В этом смысле индекс e_a следует рассматривать в качестве одного из основных показателей степени адаптации вида к паразитированию.

5) Среднее число посадок за нападение и их частота (индекс f_s) — число посадок, совершаемых в единицу времени (например, мин.).

6) Эффективность посадок (индекс e_s) — доля посадок, завершившихся присасыванием, от общего их числа за время нападения.

7) Продолжительность и частота прерывания пищевого акта (мин), включающего фазы присасывания и кровососания, средняя продолжительность контакта с прокормителем.

8) Активность нападения особи (А), получаемая как отношение числа посадок ко времени, в течение которого они были совершены. Этот показатель служит мерой скорости перелетов слепня по телу прокормителя и определяет степень его беспокоящего воздействия на животное. Активность нападения наиболее высока у видов, обладающих лучшими летными способностями.

9) Интенсивность нападения (присасывания) — количественная характеристика нападения (присасывания) кровососов, выражающая число особей, нападающих на прокормителя (присасывающихся к нему) в единицу времени.

10) Дистанция нападения — это расстояние, с которого кровосос начинает целенаправленное движение к прокормителю. Выделялась минимальная дистанция, с которой к прокормителю летит определенная доля насекомых (в идеальном случае 100 %), не возрастающая при уменьшении расстояния до объекта, и максимальная дистанция нападения, т. е. предельное расстояние целенаправленного движения к объекту.

Стратегия контакта слепней с прокормителем сводится к неоднократным кратковременным нападениям и многочисленным посадкам на него с целью поиска подходящего места для присасывания. У большинства видов эффективность нападения и эффективность посадок резко снижается при увеличении общей интенсивности нападения слепней и связанным с этим усилением оборонительной активности животного. Вероятность присасывания особи за день, составляющая у разных видов от 0.1 до 0.9, определяется эффективностью нападения и числом нападений в течение дня. У каждого вида более низкие значения одного из параметров компенсируются более высокими значениями другого. Эффективность посадок слепней достигает максимальных значений на самых незащищенных участках тела

коровы и минимальных — на самых защищенных. Феномен топографической преференции присасываний формируется под влиянием 3 факторов: топографической приуроченности посадок, оборонительного поведения, строения покровов прокормителя и является результатом разной степени защищенности участков, атакуемых слепнями данного вида. Значения параметров нападения различаются у особей одного и того же вида в большей степени, чем средние, рассчитанные для разных видов. Вероятно, это объясняется варьированием скорости поступления крови в гематому, что определяет случайные различия в скорости кровососания и продолжительности присасывания у отдельных особей.

Было установлено, что продолжительность нападения слепней существенно варьирует как среди особей одного и того же вида (от 10—30 с до 5—35 мин.), так и у разных видов, составляя в среднем 1—6.4 мин. По данным наблюдений, максимальное число посадок за нападение варьирует у разных видов от 9 до 72. Средние значения параметра относительно стабильны и для большинства видов составляют от 4.3 до 6.6. У слепня *Hybomitra bimaculata* число посадок за нападение в среднем равнялась 4.44 ± 0.32 при максимальном числе посадок равным 29. Продолжительность пищевого акта слепней составляет в среднем 1.6—3.8 мин., а полного насыщения — 2.3—5.5 мин.

На хорошо защищенных участках тела прокормителя средняя продолжительность питания слепней достоверно меньше, чем на менее защищенных средняя продолжительность питания слепней достоверно меньше, чем на менее защищенных. Доля особей, полностью насыщающихся в результате первого же присасывания, у разных видов составляет 11—68 % от общего числа присосавшихся. Голодные слепни имеют, по-видимому, ту же вероятность присосаться к животному, что и частично напивавшиеся особи. Из числа последних повторно присасываются 12.5—65 % особей (Константинов, 1993б).

Увеличение численности нападающих слепней родов *Haematopota*, *Tabanus*, *Hybomitra* и возрастание интенсивности их нападения приводит к усилению оборонительной активности прокормителя, т. е. поворотов головы, движений хвоста, передних и задних ног. Это влечет за собой снижение вероятности и длительности, а также эффективности нападения, которая главным образом зависит от оборонительной активности прокормителя и в меньшей степени от температуры воздуха и относительной влажности воздуха. Смертность среди нападающих на корову слепней, обусловленная оборонительным поведением животного, составляет в среднем около 3 %. Наибольшее число слепней погибает в момент присасывания.

В малочисленных стадах крупного рогатого скота распределение присосавшихся самок слепней этих родов во многом определяется возрастом животных. Обнаружена тесная отрицательная связь между возрастом животных и их оборонительной активностью. Первый из них коррелирует с возрастом коров отрицательно, второй — положительно. Поэтому к старым животным присасывается больше слепней, чем к молодым.

Предпочитаемые места для посадки и добывания крови слепнями это — шея, ноги, голова и живот коровы. Однако распределение мест посадок и присасываний по телу коровы являются видовыми характери-

ками слепней. У большинства видов предпочитаемые участки посадок и присасываний не совпадают, а распределения достоверно различаются. Обнаружено, что слепни рода *Chrysops* предпочитают нападать и присасываться на животных темных мастей, независимо от их возраста. Преимущественное присасывание слепней этого рода к коровам темных мастей обусловлено как предпочтением этих животных при нападении, так и более высокой эффективностью нападения на них по сравнению с белыми. Индивидуальные особенности коров наиболее существенно отражаются на распределении присосавшихся особей родов *Tabanus* и *Hybomitra*, в меньшей степени — *Chrysops* и *Haematopota*, очень незначительно для комаров рода *Aedes*. Слепни *Hybomitra lurida*, *H. bimaculata* и *H. nitidifrons* нападают преимущественно на предплечье и подгрудок коров, но встречаются также на голове, животе, передних и задних ногах.

В целях определения физиологического возраста и характере изменений возрастной структуры популяции слепней была разработана методика фиксации яичников с целью их изучения в лабораторных условиях спустя несколько месяцев после отлова слепней. Овариолы яичника слепней морфологически неоднородны и функционируют асинхронно. На основе анализа структуры концевой части и состояния фолликулов было выделено 8 основных морфологических типов овариол. В процессе прохождения самкой слепня гонотрофических циклов в овариолах не происходит накопления фолликулярных остатков. После каждой овуляции в концевой части остается один яйцевой мешок, который спадается и образует единственный фолликулярный остаток. Определение физиологического возраста возможно только по овариолам, в которых на каждом гонотрофическом цикле проходила дегенерация фолликулов с образованием гонотрофных расширений. Число овариол с гонотрофными расширениями уменьшается с каждым циклом, и после трех кладок яиц их доля в яичниках слепней составляет в среднем 0.5 %. Сравнение традиционного метода определения физиологического возраста по числу расширений в части овариол яичника и нового метода путем анализа всех овариол показало, что второй метод дает возможность более точного определения физиологического возраста. Это позволяет наиболее полно характеризовать особенности гонотрофического цикла в популяциях слепней, определять темпы рождаемости, смертности, плодовитости и скорости откладки яиц самками.

Установлено, что в подзоне южно-таежных лесов Новгородской обл. самки *Hybomitra bimaculata* способны завершить 3 гонотрофических цикла в течение периода лета. В подзоне смешанных лесов юга Псковской обл. самки *Haematopota italica* завершают 2 гонотрофических цикла. При этом их потенциальная плодовитость снижается на протяжении сезона в зависимости от возраста особи. На интенсивность снижения плодовитости влияют погодные условия, в которых находилось насекомое. Непосредственно после вылета из куколок молодые самки имеют 220 ± 14 овариол в яичниках, тогда как в конце сезона у завершивших два цикла особей в яичниках отмечалось 143 ± 11 овариол (Веселкин, 1984, 1985а, б).

ОБСУЖДЕНИЕ

Разнообразные материалы, посвященные различным вопросам изучения кровососущих комаров, мокрецов, мошек и слепней фауны Северо-Запада европейской части России, представлены в более чем в 320 работах (Медведев, 2011). Однако только их десятая часть посвящена исследованиям комплекса гнуса в целом. Благодаря длительному и всестороннему изучению этих аспектов сотрудниками Лаборатории паразитологии ЗИН РАН был получен ряд новых данных, позволивших установить особенности фенологии, динамики численности, поведения и физиологии различных видов насекомых комплекса гнуса. Эти исследования позволили получить данные о воздействии деятельности человека на фауну слепней нечерноземной зоны европейской части РСФСР. Так, вырубка высокоствольных лесных массивов обусловила проникновение на север лесостепных видов слепней и относительно высокую численность на юге Псковской обл. таких видов *Tabanus bromius* и *Hybomitra ciureai*.

Под руководством Ю. С. Балашова были впервые осуществлены подробные исследования особенностей нападения слепней на прокормителя в естественных условиях. В результате широкого применения метода индивидуальной маркировки насекомых с последующим визуальным наблюдением за поведением меченых особей впервые были установлены продолжительность пищевого акта (включающего случаи как полного, так и частичного насыщения), предпочитаемые места посадок и кровососания и ряд других особенностей нападения слепней. Было показано, что поскольку разные виды отличаются разной продолжительностью нападения и, следовательно, затрачивают на совершение посадок разное время, сравнение их абсолютного числа без учета фактора времени некорректно. Было установлено, что универсальным показателем для такого сравнения может служить отношение числа посадок слепней ко времени (мин.), в течение которого они были совершены, и, таким образом, характеризующее частоту посадок слепней (f_s). Огромное влияние на величину индексов e_s и e_a большинства видов слепней оказывает общая интенсивность нападения слепней и связанная с нею оборонительная активность прокормителя.

До настоящего времени результаты исследования насекомых комплекса гнуса, выполненные сотрудниками Ю. С. Балашова в 1980-х и 1990-х годах, не утратили своей новизны и актуальности. Они заняли заметное место в изучении насекомых комплекса гнуса на Северо-Западе европейской части России и являются наиболее полными данными по фауне комаров, мокрецов и слепней фауны Псковской обл.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 11-04-00917-а).

Список литературы

- Балашов Ю. С., Веселкин А. Г., Константинов С. А., Ульянов К. Н. 1985. Разлет и численность слепней рода *Hybomytra* Enderlein (Tabanidae) вокруг стад крупного рогатого скота // Энтомол. обозр. 64 (1): 74—78.
- Бродская Н. К. 1992. Фенология и сезонный ход численности массовых видов мокрецов рода *Culicoides* на юге Псковской области // Паразитология. 26 (3): 257—259.
- Бродская Н. К. 2001. Мокрецы (Diptera: Ceratopogonidae). В кн.: Биоразнообразие и редкие виды национального парка «Себежский». Тр. СПб. общ-ва естествоисп. 6 (4): 184—187.
- Веселкин А. Г. 1984. Физиологический возраст слепней (Tabanidae) *Hybomitra bimaculata* в Новгородской области. Паразитология. 18 (4): 263—274.
- Веселкин А. Г. 1985а. Функциональные изменения овариол яичников и физиологический возраст самок дождевки западной *Haematopota italica* (Tabanidae). Паразитология. 19 (2): 113—122.
- Веселкин А. Г. 1985б. Экологические особенности массовых видов слепней Северо-Запада нечерноземной зоны РСФСР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 24 с.
- Веселкин А. Г. 1993. Углеводное питание слепней Северо-Запада России. Паразитол. сб. 37: 57—72.
- Веселкин А. Г., Константинов С. А. 1988. Фауна и фенология слепней (Diptera, Tabanidae) Новгородской области. Энтомол. обозр. 67 (1): 62—67.
- Веселкин А. Г., Костенко Л. А. 1982. Фауна и фенология слепней (Tabanidae) Ленинградской и Псковской областей. Паразитология. 16 (5): 412—416.
- Веселкин А. Г., Константинов С. А., Медведев С. Г., Матов А. Ю. 2001. Слепни (Diptera: Tabanidae). В кн.: Биоразнообразие и редкие виды Национального парка «Себежский». Тр. СПбОЕ. 6 (4): 190—191.
- Григорьева Л. А. 1992а. Абсолютная численность осенней жигалки (*Stomoxys calcitrans* L.) в помещениях молочно-товарных ферм. Паразитология. 26 (5): 430—435.
- Григорьева Л. А. 1992б. Сезонные изменения численности массовых видов зоофильных мух на юге Псковской области. Энтомол. обозр. 71 (1): 32—38.
- Григорьева Л. А. 1993. Экологические особенности зоофильных мух крупного рогатого скота Северо-Запада нечерноземной зоны России: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 22 с.
- Григорьева Л. А. 1994. Абсолютная численность комнатной мухи (*Musca domestica*) и осенней жигалки (*Stomoxys calcitrans*) в помещениях для скота. Паразитология. 28 (2): 147—155.
- Григорьева Л. А. 1995. Гонотрофические отношения у осенней жигалки *Stomoxys calcitrans* (Diptera, Muscidae). Паразитология. 29 (6): 460—469.
- Иванов В. П. 1994. Экспериментальное исследование маршрутной ориентации слепней *Hybomitra* (Diptera, Tabanidae) в полевых условиях. Паразитология. 28 (5): 364—372.
- Иванов В. П. 1998. Сравнительное экспериментальное исследование маршрутной ориентации слепней *Hybomitra* (Diptera: Tabanidae) и шмелей *Bombus* (Hymenoptera: Bombinae). Паразитология. 32 (3): 248—256.
- Иванов В. П. 1999. Экспериментальные исследования этологических особенностей маршрутной ориентации слепней *Hybomitra* (Diptera: Tabanidae). Паразитология. 33 (4): 290—303.
- Иванов В. П. 2003. Поведенческие реакции слепней рода *Hybomitra* (Diptera: Tabanidae) при облете прокормителя и поиске места для кровососания. Паразитология. 37 (5): 381—386.
- Константинов С. А. 1987. Использование индивидуальной маркировки слепней для анализа их нападения на крупный рогатый скот. Кровососущие двукрылые и их контроль. Матер. IV Всесоюз. диpterологич. симпоз. Л. С. 72—75.
- Константинов С. А. 1990. Особенности нападения слепней и комаров на крупный рогатый скот на пастбищах Северо-Запада РСФСР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 25 с.

- Константинов С. А. 1992. Поведение слепней при нападении на крупный рогатый скот в естественных условиях. Успехи энтомологии в СССР. Двукрылые: систематика, экология, медицинское и ветеринарное значение. СПб. С. 151—153.
- Константинов С. А. 1993а. Дистанция нападения, дальность и характер суточного разлета слепней рода *Hybomitra* (Diptera: Tabanidae). Паразитология. 27 (5): 419—426.
- Константинов С. А. 1993б. Количественная оценка основных фаз нападения слепней (Tabanidae) на корову в естественных условиях. Паразитол. сб. 37: 73—100.
- Константинов С. А. 1995. Топографическая избирательность посадок и присасывания слепней (Diptera: Tabanidae) при нападении на крупный рогатый скот. Паразитология. 29 (5): 361—369.
- Константинов С. А., Веселкин А. Г. 1989. Интенсивность и эффективность нападения слепней (Diptera, Tabanidae) на крупный рогатый скот в зависимости от числа и местоположения животных в стаде. Паразитология. 23 (1): 3—10.
- Константинов С. А., Ульянов К. Н. 1988. Влияние масти, возраста, размеров и поведения крупного рогатого скота на интенсивность нападения и присасывания слепней. Паразитология. 22 (6): 488—495.
- Костенко Л. А. 1986. Рекомендации по защите стад крупного рогатого скота от нападения слепней в Ленинградской области. Л.: Наука. 11 с.
- Медведев С. Г. 2009. Фауна кровососущих насекомых Северо-Запада России. Характеристика ареалов. Энтومол. обозр. 88 (1): 83—98.
- Медведев С. Г. 2011. Фауна кровососущих насекомых комплекса гнуса (Diptera) Северо-Западного региона России. Анализ распространения. Энтومол. обозр. 90 (3): 527—547.
- Медведев С. Г., Айбулатов С. В., Беспятова Л. А., Бродская Н. К., Панюкова Е. В., Халин А. В., Янковский А. В. 2007. Фауна кровососущих насекомых комплекса гнуса (Diptera) Северо-Западного региона России. I. Общая характеристика фауны. Энтومол. обозр. 86 (4): 827—844.
- Медведев С. Г., Айбулатов С. В., Панюкова Е. В. 2010. Экологические особенности и распространение комара *Aedes communis* (De Geer, 1776) на территории Северо-Запада европейской части России. Паразитология. 44 (5): 441—460.
- Медведев С. Г., Матов А. Ю. 1999. Фауна клещей и кровососущих насекомых юго-запада Псковской области. Природа Псковского края. 8. С. 3—13.
- Пржиборо А. А. 1999. Таксономический состав и количественная оценка населения двукрылых (Insecta: Diptera) прибрежной зоны малого озера юга Псковской области // Озера белорусского Поозерья: современное состояние, проблемы использования и охраны. Тез. докл. Витебск. С. 85—86.
- Пржиборо А. А. 2001. Экология и роль бентосных двукрылых (Insecta: Diptera) в прибрежных сообществах малых озер Северо-Запада России: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб. 25 с.
- Пржиборо А. А. 2004. Кровососущие двукрылые в озерах Северо-Запада России. Отчетная научная сессия по итогам работ 2003 г. Тез. докл. СПб.: 37—38.
- Пржиборо А. А. 2006. Кровососущие двукрылые (Diptera) в озерах Северо-Запада России. Матер. 1-го Всерос. совещ. по кровососущим насекомым. ЗИН РАН, 24—27 октября 2006 г., С.-Петербург. 178—180. (*Hybomitra ciureai*, *Chrysops viduatus*).
- Ульянов К. Н., Константинов С. А., Медведев С. Г., Матов А. Ю. 2001. Комары (Diptera: Culicidae). В кн.: Биоразнообразие и редкие виды Национального парка «Себежский». Тр. СПбОЕ. 6 (4): 184—185.

ORGANIZATION OF STUDIES OF THE «GNUS» COMPLEX
OF BLOODSUCKING DIPTERANS (DIPTERA: CULICIDAE,
CERATOPOGONIDAE, TABANIDAE) BY Yu. S. BALASHOV

S. G. Medvedev

Key words: mosquitoes, horseflies, sand flies, blackflies, seasonal dynamics, daily activity, population density, cattle protection, northwestern Russia.

SUMMARY

The paper gives a historical account of investigations of mosquitoes, black flies and horseflies carried out by the staff of the Laboratory of Parasitology, Zoological Institute RAS, supervised by a corresponding member of the Russian Academy of Sciences, Prof Yu. S. Balashov, during 1979—1994. The research team of the laboratory explored the local fauna, relative abundance, seasonal dynamics, diurnal activity, longevity of a mass flight activity, annual fluctuations of the number, and age content of populations of various mosquito, black fly and horsefly species in the territory of Leningrad, Novgorod and Pskov Provinces. Attack peculiarities of various horse fly species were studied with the use of individual labeling.
